

Wachstum und Chemotropismus von Pollenschläuchen

Der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Friedrich-Alexander-Universität Erlangen

zur

Erlangung des Doktorgrades

vorgelegt von

GERTRUD SCHNEIDER

aus Nürnberg

Stuttgart

Gustav Fischer Verlag

1956

Als Dissertation genehmigt von der
Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Erlangen

Tag der mündlichen Prüfung: 30. November 1955

Dekan: Universitätsprofessor Dr. TH. SCHNEIDER

1. Berichterstatter: Universitätsprofessor Dr. J. SCHWEMMLE

2. Berichterstatter: Priv.-Doz. Dr. E. HAUSTEIN

Wachstum und Chemotropismus von Pollenschläuchen

Aus dem Botanischen Institut der Universität Erlangen

Von

GERTRUD SCHNEIDER

Mit 3 Abbildungen

Eingegangen am 7. Oktober 1955

Einleitung

Seit dem Jahre 1949 berichtete SCHWEMMLE in einer Reihe von Arbeiten über seine Untersuchungen mit *Oenotheren* des Subgenus *Raimannia*. Diese sind zumeist isogame Komplexheterozygoten im Sinne RENNERS (RENNER 1917). Demzufolge werden sowohl durch die Eizellen wie durch die Pollenkörner 2 Komplexe vererbt. Sind die verschiedenen Befruchtungsmöglichkeiten gleich wahrscheinlich, so müßten in einer Kreuzung zwischen 2 Komplexheterozygoten oder bei Selbstungen derselben die zu erwartenden 4 Kombinationen gleich häufig sein. Das ist aber nicht der Fall.

Greifen wir ein Beispiel heraus. Bei der *Oenothera Berteriana* mit den Komplexen B und l werden die B-Samenanlagen nur durch l-Schläuche, die l-Samenanlagen nur durch die B-Schläuche befruchtet. Weiterhin konnte festgestellt werden, daß die B·l häufiger als die l·B sind, die Eizellsorte jeweils zuerst geschrieben. Wir haben also selektive Befruchtung.

Am gleichen Beispiel kann auch erklärt werden, wie sie zustande kommt. Die l-Schläuche wachsen schneller als die B-Schläuche. Da die l-Samenanlagen die l-Schläuche nur ganz wenig chemotropisch anziehen,

werden von diesen nahezu ausschließlich die B-Samenanlagen befruchtet. Die später ankommenden B-Schläuche können deshalb nur noch die zuvor ausgesparten *l*-Samenanlagen befruchten. Da die B-Schläuche von den *l*-Samenanlagen schlechter chemotropisch angezogen werden als die *l*-Schläuche von den B-Samenanlagen, ist verständlich, daß es mehr *l*·B als B·*l* sind.

Durch umfangreiche Untersuchungen wurde ermittelt, daß einerseits Samenanlagen mit verschiedenen Komplexen in den Eizellen die gleichen Pollenschläuche verschieden gut, gelegentlich überhaupt nicht, anziehen. Andererseits reagierten verschieden konstituierte Pollenschläuche auf die von jeweils den gleichen Samenanlagen vermutlich ausgeschiedenen chemotropisch wirksamen Stoffe verschieden gut. Auch ein Einfluß des Plasmas konnte festgestellt werden. Die sogenannte Affinität zwischen Samenanlagen und Pollenschläuchen ist also recht unterschiedlich. Auch konnte aus den Kreuzungen erschlossen werden, daß die Pollenschläuche, je nach ihrer genetischen Konstitution, bestimmte Samenanlagen verschieden schnell befruchten, so daß sich bei Bestäubungen mit verschiedenem Pollen Pollenschlauchkonkurrenz ergibt. Ob dabei die Pollenschläuche verschieden schnell die Griffel durchwachsen oder die Befruchtung verschieden schnell vollzogen wird, war damit noch nicht entschieden.

Es war nun erwünscht, die unterschiedliche chemotropische Anziehung der Pollenschläuche direkt nachzuweisen und festzustellen, ob tatsächlich die verschiedenen Pollenschläuche die gleichen Griffel verschieden schnell durchwachsen. Über diesbezügliche Versuche haben bereits SCHWEMMLE und KOEPCHEN (1953) und LOERTZER (1954) berichtet. Die erhaltenen Befunde stimmten recht gut mit denen der Kreuzungen überein. Aber bei der angewandten Methode war eine statistische Sicherung nicht möglich. Deshalb mußten die Versuche weitergeführt werden.

Nachfolgend wird über eigene Untersuchungen berichtet. In einem ersten Teil werden die Versuche besprochen, die gemacht wurden, um die Wachstumsgeschwindigkeit verschiedener Pollenschläuche durch die Griffel einiger *Oenotheren* zu ermitteln. Im 2. Teil werden dann die Untersuchungen zum Chemotropismus der Pollenschläuche behandelt.

Die Arbeit wurde im Botanischen Institut der Universität Erlangen in den Jahren 1951 bis 1954 angefertigt. An dieser Stelle möchte ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. J. SCHWEMMLE, herzlichst dafür danken, daß er mir die Arbeit überließ und sie durch seine stetige Anteilnahme und Anregung förderte. Auch Herrn Dr. E. HAUSTEIN sei für seine Hilfe bestens gedankt. Dank gebührt ferner der Deutschen Forschungsgemeinschaft und dem Universitätsbund Erlangen, die durch Bewilligung von Mitteln auch diese Untersuchungen ermöglichen.

1. Teil. Die Wachstumsgeschwindigkeit von Pollenschläuchen in Griffeln verschiedener Herkunft in Abhängigkeit von ihrer genetischen Konstitution

Material und Methode

Es wurden die Narben abgeschnittener Griffel bestäubt und dann die Zeit ermittelt, die die Pollenschläuche zum Durchwachsen brauchten.

Um diese gut beobachten zu können, wurden die Griffelenden in eine quadratische Schicht eines Nährsubstrates gesteckt, welche die Schnittflächen völlig abdeckte und sie vor dem Austrocknen schützte. Verwendet wurde eine 5 %ige Gelatine mit 8% Saccharose puriss., 0,04% Borsäure und $0,5 \cdot 10^{-5}$ g Aneurin in einem ccm. Das ist die gleiche Zusammensetzung, wie sie bereits LOERTZER angab. Als günstig erwies sich, die Gelatine erst mehrere Tage in einem Kolben mit fließendem Leitungswasser und hernach mit immer wieder erneuertem destilliertem Wasser gut auszuwaschen. Trotz vieler Mühe gelang es nicht, ein Substrat zu finden, in dem die Pollenschläuche beliebig lang wachsen.

Die Griffel stammten von der *Oe. Berteriana* und der *Oe. odorata* mit verschiedenem Plasma bzw. Plastiden (*odorata*-, *Berteriana*- und *argentinae*-Plasma). Erst wurden die Knospen kastriert und einbeutelt. Wenn die Narben weit gespreizt und klebrig waren, wurden die Griffel 3 cm unterhalb der Narbenschenkel mit einer Rasierklinge abgeschnitten. Je vier Griffel wurden in der angegebenen Weise auf einen Objektträger gelegt. Dann wurde reichlich bestäubt. Dafür wurde der Pollen von Formen verwendet, bei denen durch diesen nur ein Komplex vererbt und die Schläuche demzufolge jeweils alle die gleiche genetische Konstitution haben. Das sind halbheterogame Komplexheterozygoten, Homozygoten oder trisome Mutanten. In der folgenden Zusammenstellung sind die Pollenlieferanten, deren genetische Konstitution und die der Pollenschläuche angegeben; diese haben das ihrer Herkunft entsprechende Plasma.

Homozygoten:	I·I (<i>Berteriana</i> -Plasma)	I-Schläuche
	<i>Oe. scabra</i> (hsc·hsc)	hsc-Schläuche
Halbheterogame:	B·II (<i>Berteriana</i> -Plasma)	B-Schläuche
	l·II (<i>Berteriana</i> -Plasma)	l-Schläuche
Trisome:	Typ A (<i>odorata</i> -Plasma; v·I ₈)	v-Schläuche
	Typ A (<i>Berteriana</i> -Plasma; v·I ₈)	v-Schläuche
	v·I schmal gezähnt	
	(<i>odorata</i> -Plasma; v ₈ ·I)	I-Schläuche

Die Objektträger lagen dann in feuchten Kammern (Petrischalen). Diese kamen in einen Thermostaten mit 24° C; die Schwankungen waren gering.

Der Zeitpunkt der Bestäubung wurde in Listen eingetragen, ebenso wann die ersten Schlauchspitzen sichtbar wurden und dann noch die Zeit, da 10 Schläuche aus dem Griffelstumpf herauswuchsen. Daraus ergab sich ein Durchschnittswert für die Zeit, die die Pollenschläuche zum Durchwachsen jeweils eines Griffels benötigen.

Die Einzelwerte für eine Kombination schwanken wie üblich. Sie wurden in Kurven eingezeichnet und ihre Mittelwerte errechnet. Die Kurven für verschiedene Kombinationen konnten nunmehr verglichen, etwaige Unterschiede statistisch (mit 95 bzw. 99 % Wahrscheinlichkeit) gesichert werden.

Da das Wachstum der Pollenschläuche vom Zustand der Narben und des Griffelgewebes abhängig ist, dieser aber von klimatischen Faktoren beeinflusst wird, war es nötig, die Parallelversuche gleichzeitig durchzuführen. Darauf wurde sehr geachtet. Nur dann sind gefundene Unterschiede wirklich gesichert.

I. Die Versuche mit Griffeln der *Oenothera Berteriana* (B · l).

a) Vergleich des Wachstums von B-, l-, hsc-, I- und v-Schläuchen

Bei der Selbstung der *Oe. Berteriana* (B·l) fehlen die Homozygoten B·B und l·l. Das wird damit erklärt, daß die l-Schläuche schneller als die B-Schläuche wachsen; die l-Schläuche befruchten nur B-Samenanlagen, weil die Affinität l—l sehr gering ist. Die l-Samenanlagen bleiben für die B-Schläuche ausgespart und werden durch sie befruchtet (SCHWEMMLE 1951, 1952 a). Das langsamere Wachstum der B-Schläuche geht auch aus dem Vergleich von Nachbestäubungskreuzungen hervor. Bei den Kreuzungen B·l × B·II × I·I und B·l × B·II × hsc·hsc entstehen weniger B·l als bei den Kreuzungen B·l × l·II × I·I und B·l × l·II × hsc·hsc. Die I- und hsc-Schläuche der Nachbestäubungen konnten die langsamer wachsenden B-Schläuche besser überholen als die schnelleren l-Schläuche (SCHWEMMLE 1951).

Ferner schloß SCHWEMMLE, daß I-Schläuche schneller wachsen als l-Schläuche. In der Kreuzung B·l × l·II × I·I überholten die I-Schläuche die l-Schläuche am

besten, wenn gleichzeitig mit Pollen der *l*-II und I-I bestäubt wurde. Das Überholen der *l*-Schläuche durch die I-Schläuche wurde aber in denselben Kreuzungen auch dann noch festgestellt, wenn Pollen der I-I 15 bis 20 Stunden nach dem Pollen der *l*-II auf die Narbe gebracht wurde (SCHWEMMLE 1952 a).

Da die *l*-Schläuche schneller als die B-Schläuche wachsen, müssen die I-Schläuche auch letztere überholen. Darauf wurde auch in den Kreuzungen $B \cdot l \times B \cdot II \times I \cdot I$ geschlossen (SCHWEMMLE 1952 a).

Tabelle 1

Pollen von	übertragener Komplex	Untersuchungen mit Griffeln der <i>B</i> - <i>l</i> Mittelwert	Untersuchungen mit Griffeln der <i>v</i> -I Mittelwert
B-II	B	6h16m $\pm$ 5,8 (7,8) ^m	6h28m $\pm$ 6,4 (8,6) ^m
<i>B</i> · <i>l</i> _T	B und <i>l</i> _T	5h38m $\pm$ 5,8 (7,8) ^m	—
<i>B</i> · <i>l</i> _t	B und <i>l</i> _t	5h40m $\pm$ 5,4 (7,2) ^m	—
<i>l</i> -II _{tt}	<i>l</i> _t	5h00m $\pm$ 6,0 (8,0) ^m	5h43m $\pm$ 7,1 (9,6) ^m
<i>l</i> -II _{Tt}	<i>l</i> _T und <i>l</i> _t	6h04m $\pm$ 5,0 (6,7) ^m	6h00m $\pm$ 7,3 (9,8) ^m
hsc·hsc 4NS	hsc	5h19m $\pm$ 6,5 (8,7) ^m	5h35m $\pm$ 9,4 (12,7) ^m
hsc·hsc 1NS	hsc	5h05m $\pm$ 5,0 (6,7) ^m	5h38m $\pm$ 11,6 (15,5) ^m
hsc·hsc 2NS + B-II 2NS	hsc und B	5h15m $\pm$ 6,6 (8,9) ^m	5h28m $\pm$ 7,0 (9,3) ^m
hsc·hsc 2NS + <i>l</i> -II 2NS	hsc und <i>l</i>	5h15m $\pm$ 5,9 (8,0) ^m	5h51m $\pm$ 11,8 (14,9) ^m
<i>v</i> -I schmal gezähnt od. Pl.	I	4h35m $\pm$ 2,9 (3,9) ^m	4h50m $\pm$ 4,8 (6,5) ^m
I-I Bert. Pl.	I	4h37m $\pm$ 4,0 (5,4) ^m	4h40m $\pm$ 4,6 (6,2) ^m
Typ A od. Pl.	<i>v</i>	4h29m $\pm$ 2,4 (3,3) ^m	4h40m $\pm$ 4,5 (6,0) ^m
Typ A Bert. Pl.	<i>v</i>	4h32m $\pm$ 1,5 (2,1) ^m	4h39m $\pm$ 3,9 (5,2) ^m

Abkürzungen: NS = Narbenschkel, Pl. = Plasma, od. = *odorata*,
Bert. = *Berteriana*.

Außer dem Mittelwert (arithmetisches Mittel) wurde noch der „wahre Mittelwert“ M_w angegeben, der zur statistischen Sicherung mit 95 (99) % Wahrscheinlichkeit dient.

Jeder Mittelwert wurde aus 50 Einzelversuchen mit je einem Griffel errechnet.

In den Nachbestäubungskreuzungen $B \cdot l \times B \cdot II \times hsc \cdot hsc$ und $B \cdot l \times I \cdot II \times hsc \cdot hsc$ überholten die hsc -Schläuche der Nachbestäubung die B -, bzw. l -Schläuche und befruchteten einen Teil der B - und l -Samenanlagen vorweg (SCHWEMMLE 1951, 1952 a).

Auf ein rascheres Wachstum der v -Schläuche gegenüber den I -Schläuchen wurde aus der Kreuzung $B \cdot l \times v \cdot I$ geschlossen. Hier fehlen die $B \cdot v$, da die v -Schläuche die B -Samenanlagen meiden und nur l -Samenanlagen befruchten. Obwohl die Affinität $l \cdot v$ und $l \cdot I$ etwa gleich ist, treten mehr $l \cdot v$ als $l \cdot I$ auf, da die schnelleren v -Schläuche in der Konkurrenz mit den I -Schläuchen besser abschneiden (SCHWEMMLE 1949, SCHWEMMLE-KOEPCHEN 1953).

Diesem Befund widerspricht zunächst die Kreuzung $B \cdot l \times \text{Typ A} \times I \cdot I$; hier überholten I -Schläuche die v -Schläuche. Dies wurde damit erklärt, daß die I -Schläuche hier *Berteriana* Plasma haben, daher schneller als I -Schläuche mit *odorata* Plasma sind, und die v -Schläuche zu überholen vermögen (SCHWEMMLE-KOEPCHEN 1953).

Aus den Kreuzungsergebnissen kann auf die Abnahme der Wachstumsgeschwindigkeit der Pollenschläuche in der Reihenfolge

$$v - I - hsc - l - B$$

geschlossen werden. Fernerhin wurde festgestellt, daß I -Schläuche mit *Berteriana*-Plasma schneller wachsen als die I -Schläuche mit *odorata*-Plasma. Bezüglich der v -Schläuche liegen keine Angaben vor.

Bei der direkten Untersuchung im Griffel wurden die folgenden Ergebnisse erhalten; sie sind in Tabelle 1 zusammengefaßt.

Die durchschnittlich längste Zeit zum Durchwachsen des 3 cm langen Griffels der $B \cdot l$ brauchten die Pollenschläuche der $B \cdot II$. Ihr Mittelwert betrug 6^h16^m . Dies steht also in Übereinstimmung mit den Kreuzungsergebnissen.

Die mittlere Wuchszeit der l -Schläuche war niedriger als die der B -Schläuche. Wir entnehmen aus der Tabelle 1 die Werte für Pollen der $l \cdot II_{tt}$ (Beschreibung dieser Form Seite 182). Die l -Schläuche benötigen im Durchschnitt 6^h00^m , um den Griffel zu durchwachsen. Der Unterschied der Mittelwerte der B - und l -Schläuche ist statistisch gesichert. Wie aus den Kreuzungen gefolgert, wachsen demnach l -Schläuche schneller als B -Schläuche.

Die Pollenschläuche der *Oe. scabra* waren schneller als die der $l \cdot II$ und der $B \cdot II$. In Tabelle 1 sind vier verschiedene Bestäubungsarten mit Pollen der $hsc \cdot hsc$ aufgeführt. Von diesen sei zunächst nur die Bestäubung von vier Narbenschenkeln ($hsc \cdot hsc$ 4 NS) herausge-

griffen. Der Mittelwert für die hsc-Pollenschläuche betrug 5^{h19m} gegenüber 6^{h00m} bei den l- und 6^{h16m} bei den B-Schläuchen. Die Unterschiede sind statistisch gesichert.

Wiederum schneller als alle vorher besprochenen Pollenschlauchsorten wuchsen die I-Schläuche von I·I mit *Berteriana*-Plasma und v·I schmal gezähnt mit *odorata*-Plasma. Die Werte für diese sind 4^{h37m} bzw. 4^{h35m} . Der Unterschied zu den langsamer wachsenden hsc-, l- und B-Schläuchen ist statistisch gesichert. Die I-Schläuche mit verschiedenem Plasma wuchsen offensichtlich gleich schnell. Nach SCHWEMMLE überholten aber in den Kreuzungen B·l $\times$ Typ A $\times$ I·I die sonst langsameren I-Schläuche die v-Schläuche (vgl. S. 180). Dies wurde damit erklärt, daß die I-Schläuche *Berteriana*-Plasma haben und daher schneller wachsen als I-Schläuche mit *odorata*-Plasma. Diese Annahme konnte nicht bestätigt werden. Entscheidend wird demnach nicht das Wachstum im Griffel sein, sondern die Vorgänge, welche sich im Fruchtknoten zwischen Pollenschläuchen und Samenanlagen abspielen.

Die v-Schläuche des Typ A wuchsen von allen zur Untersuchung verwendeten Pollenschläuchen am schnellsten durch den 3 cm langen Griffelstumpf der B·l. Dabei waren die Schläuche mit *odorata*-Plasma schneller (Mittelwert 4^{h29m}) als die Schläuche mit *Berteriana*-Plasma (Mittelwert 4^{h32m}).

Der Unterschied der Mittelwerte für die v-Schläuche mit *odorata*-Plasma zu den Mittelwerten der I-Schläuche ist statistisch gesichert. Damit ist das aus der Kreuzung B·l $\times$ v·I gefolgerte schnellere Wachstum der v-Schläuche gegenüber den I-Schläuchen erwiesen.

Die auf Grund der Kreuzungen aufgestellte Reihenfolge bezüglich der Wachstumsgeschwindigkeit verschieden konstituierter Pollenschläuche im Griffel (s. S. 180) konnte durch Durchwachsversuche bestätigt werden, nicht aber die Annahme, daß die I-Schläuche mit *Berteriana*-Plasma schneller wachsen als die I-Schläuche mit *odorata*-Plasma.

b) Versuche mit Pollen der l·II

Durch den Pollen der halbheterogamen l·II wird nur der l-Komplex vererbt. Bei der l·II_{tt} mit ungetupften Petalen wird durch die Pollenschläuche nur der l_t-Komplex übertragen. Bei der l·II_{Tt} mit ge-

tupften Petalen haben wir l_T - und l_t -Schläuche. SCHWEMMLE fand, daß bei Bestäubung mit Pollen der ungetupften $l \cdot II_{tt}$ der Samenansatz besser war als bei Verwendung von Pollen der $l \cdot II_{Tt}$, so z. B. bei den $B \cdot II \times l \cdot II_{tt}$ - und $B \cdot II \times l \cdot II_{Tt}$ -Kreuzungen. Es war nun möglich, daß die l_t -Pollenkörner besser keimen, die Schläuche schneller wachsen und von den B-Samenanlagen besser angezogen werden. Dem widerspricht aber, daß die $B \cdot l_t$ in den Kreuzungen $B \cdot II \times l \cdot II_{Tt}$ nicht häufiger sind als die $B \cdot l_T$. SCHWEMMLE nahm daher eine gegenseitige Beeinflussung der l_T - und l_t -Schläuche an. Möglicherweise wird dadurch das Wachstum der Pollenschläuche verlangsamt und es werden weniger Samenanlagen befruchtet. Die Kreuzung $B \cdot II_T \times l \cdot II_{tt} \times B \cdot II_T$ spricht für diese Annahme. Es treten bei ihr mehr $B \cdot l$ auf als in der Kreuzung $B \cdot II_T \times l \cdot II_{Tt} \times B \cdot II_T$. Auch die Kreuzungen mit der $l \cdot II$ als Mutter sprechen dafür. So fehlen in der Kreuzung $l \cdot II_{Tt} \times B \cdot II_T \times l \cdot II_{Tt}$ die $l \cdot II$, weil die gehemmten l_T - und l_t -Schläuche die B-Schläuche nicht mehr einholen konnten. Dagegen wachsen die l_t -Schläuche in der Kreuzung $l \cdot II_{tt} \times B \cdot II_T \times l \cdot II_{tt}$ schneller und befruchten vor den B-Schläuchen einige II-Samenanlagen. Entsprechendes gilt für die Nachbestäubungskreuzung $l \cdot II_{Tt} \times l \cdot II_{Tt} \times B \cdot II_T$, hier fehlen die $l \cdot II$. In der Kreuzung $l \cdot II_{tt} \times l \cdot II_{tt} \times B \cdot II_T$ hingegen treten sie auf. Die ungehemmten l_t -Schläuche befruchten die II-Samenanlagen vorweg. Dasselbe Ergebnis zeigen die Nachbestäubungskreuzungen mit der $I \cdot I : l \cdot II_{Tt} \times l \cdot II_{Tt} \times I \cdot I$ verglichen mit $l \cdot II_{tt} \times l \cdot II_{tt} \times I \cdot I$ (SCHWEMMLE 1952 b).

Das verlangsamte Wachstum der Schläuche bei Verwendung von Pollen der $l \cdot II_{Tt}$ mußte aber nachzuweisen sein. Die Hemmung wurde bei Kreuzungen mit der $B \cdot II$ und der $l \cdot II$ als Mutter gefunden. Die Griffel der $B \cdot II$ sind sehr kurz und waren daher für den Versuch mit abgeschnittenen Griffeln nicht geeignet. Die Untersuchungen wurden mit Griffeln der $B \cdot l$ und $v \cdot I$ durchgeführt.

Wie aus der Tabelle 1 hervorgeht, wachsen die l_t -Schläuche nur ganz wenig schneller als die l_T - und l_t -Schläuche (6^{h00m} und 6^{h04m}). Der Unterschied ist nicht statistisch gesichert.

Auffallenderweise waren bei den Bestäubungen mit $l \cdot II$ -Pollen die Ausfälle, d. h. die Versuche, bei welchen keine oder weniger als 10 Pollenschläuche den Griffelstumpf durchwuchsen, unverhältnismäßig hoch. So war es auch bei den Versuchen mit Griffeln der $v \cdot I$,

welche weiter unten besprochen werden. Von den 64 Versuchen mit $l \cdot II_{Tt}$ -Pollen und $B \cdot l$ -Griffeln konnten nur 52 ausgewertet werden. Bei den Versuchen mit $l \cdot II_{Tt}$ -Pollen fielen von 55 Versuchen 5 aus (vgl. Seite 187).

Die von SCHWEMMLE angenommene Verlangsamung des Pollenschlauchwachstums bei Verwendung von Pollen der $l \cdot II_{Tt}$ war also in diesen Versuchen nicht nachzuweisen. SCHWEMMLE hatte aber mit $B \cdot II \text{ } \varnothing$ und $l \cdot II \text{ } \varnothing$ gekreuzt. Vielleicht spielt auch die Herkunft des Griffels eine Rolle. Deshalb wurden auch Versuche mit $v \cdot I$ -Griffeln gemacht. Über sie wird später berichtet (s. Seite 187).

c) Versuche mit Pollen der *Oe. scabra* ($hsc \cdot hsc$)

SCHWEMMLE fand, daß bei der Kreuzung $B \cdot l \times hsc \cdot hsc$ der Samenansatz schlechter ist, wenn alle vier Narbenschenkel bestäubt werden; werden nur zwei oder ein Narbenschenkel bestäubt, so ist der Samenansatz besser. Ein schlechter Samenansatz wurde auch dann erzielt, wenn $B \cdot l$ -Narben gleichzeitig mit Pollen von $B \cdot II$ bzw. $l \cdot II$ und $hsc \cdot hsc$ bestäubt wurden, wie dies in den Kreuzungen $B \cdot l \times B \cdot II \times hsc \cdot hsc$ und $B \cdot l \times l \cdot II \times hsc \cdot hsc$ der Fall war. Bei den Nachbestäubungskreuzungen dieser Art ist der Samenansatz besser. Die Kreuzungsergebnisse zeigen, daß die hsc -Schläuche bei gleichzeitigen Bestäubungen mit beiden Pollensorten wesentlich schlechter wachsen: die B -Schläuche befruchten hier etwa gleich gut wie in den Vorbestäubungen (15-17 Stunden), die sonst schneller wachsenden und zahlreicheren hsc -Schläuche dagegen nicht einmal bis zu dem durch die Affinität bestimmten Höchstbetrag.

Es wurde angenommen, daß bei reichlicher Bestäubung aller vier Narbenschenkel mit Pollen der $hsc \cdot hsc$ allein oder bei gleichzeitiger Bestäubung mit Pollen der $B \cdot II$ und $hsc \cdot hsc$ bzw. $l \cdot II$ und $hsc \cdot hsc$ das Wachstum gehemmt bzw. die Reaktionsfähigkeit der hsc -Schläuche vermindert wurde (SCHWEMMLE 1952).

Das konnte geprüft werden. Es wurden alle vier Narbenschenkel eines abgeschnittenen $B \cdot l$ -Griffels reichlich mit Pollen der $hsc \cdot hsc$ bestäubt (Tabelle 1, $hsc \cdot hsc$ 4 NS; s. Abschnitt a). In Parallelversuchen wurde nur ein Narbenschenkel mit Pollen der $hsc \cdot hsc$ bestäubt ($hsc \cdot hsc$ 1 NS). Weiterhin wurden zwei Narbenschenkel mit Pollen

der $hsc \cdot hsc$ und die beiden anderen mit Pollen der $B \cdot II$ bzw. $l \cdot II$ gleichzeitig bestäubt ($hsc \cdot hsc$ 2 NS + $B \cdot II$ 2 NS, bzw. $l \cdot II$ 2 NS).

Tatsächlich wuchsen die Pollenschläuche bei Bestäubung von nur einem Narbenschenkel schneller. Hier war der Mittelwert 5^h05^m ; wurden dagegen vier Narbenschenkel bestäubt, so war der Mittelwert beträchtlich höher, er betrug 5^h19^m . Der Unterschied ist statistisch gesichert.

Bei reichlicher, gleichzeitiger Bestäubung von je zwei Narbenschenkeln mit Pollen von $hsc \cdot hsc$ und $B \cdot II$ bzw. $l \cdot II$ trat ebenfalls eine Verzögerung des Pollenschlauchwachstums ein. Die Mittelwerte für die hsc - und B -Schläuche und für die hsc - und l -Schläuche sind gleich und betragen 5^h15^m . Da die allein wachsenden l -Schläuche 6^h00^m zum Durchwachsen des gleichlangen Griffels brauchen (Tabelle 1), muß gefolgert werden, daß die nach den besprochenen Mischbestäubungen zuerst aus dem Griffelstumpf austretenden Pollenschläuche hsc -Schläuche sind. Sie wachsen nach dieser Bestäubungsart langsamer als nach der Bestäubung von nur einem Narbenschenkel mit Pollen der $hsc \cdot hsc$.

Die aus den Kreuzungen gezogenen Folgerungen konnten also bestätigt werden.

d) Versuche mit Pollen der $B \cdot l$.

Die eben besprochenen Bestäubungsversuche mit gemischtem Pollen legten die Frage nahe, ob Entsprechendes auch sonst vorkommt. Zur Prüfung wurden die Narben der $B \cdot l$ -Griffel mit Pollen der $B \cdot l$ bestäubt. Durch diesen wachsen dann B - und l -Schläuche. Die letzteren sind schneller. Also müssen die zuerst austretenden l -Schläuche sein. Ihre Wachstumsgeschwindigkeit kann verglichen werden mit der der l -Schläuche nach Bestäubung mit $l \cdot II$ -Pollen. Aus der Tabelle 1 ist zu entnehmen, daß die Durchwachszeiten bei Verwendung des Pollens der $B \cdot l_T$ 5^h38^m , nach Bestäubung mit $B \cdot l_t$ -Pollen 5^h40^m betragen. In beiden Fällen sind es l -Schläuche, das erste Mal mit dem unveränderten Komplex der *Oenothera Berteriana*, das andere Mal aber mit dem l_t -Komplex. Dieser ist dadurch entstanden, daß das 9 (l 2 T) 10-Chromosom gegen das 9 (I 2) 10-Chromosom des I-Komplexes der *Oenothera odorata* ausgetauscht wurde. Offensichtlich wachsen die l_T -Schläuche so schnell wie die l_t -Schläuche.

Aber die allein vorhandenen *l*-Schläuche aus der Bestäubung mit Pollen der *l*·II wachsen langsamer (6^h00^m bzw. 6^h04^m). Die Unterschiede sind statistisch gesichert.

Wodurch das bedingt ist, kann nicht gesagt werden. Vielleicht keimen die *l*-Pollenkörner der *l*·II langsamer, wodurch ein langsames Wachstum der *l*-Schläuche vorgetäuscht würde. Diese Annahme könnte durch entsprechende Versuche geprüft werden.

II. Die Versuche mit Griffeln der *Oe. odorata* (*v*·I)

Im Griffel der *v*·I wurden die mittleren Wuchszeiten derselben Pollenschlauchsarten wie im Griffel der *B*·*l* bestimmt. In allen Fällen wurde mit gleichlangen Griffeln (3 cm) gearbeitet. Damit ergab sich die Möglichkeit, das Wachstum der einzelnen Schlauchsarten in verschiedenen Griffeln zu vergleichen. Davon wird im Abschnitt III die Rede sein. Zunächst sollen aber die Wuchszeiten der verschiedenen Pollenschlauchsarten im Griffel der *v*·I verglichen werden.

a) Vergleich des Wachstums von *B*-, *l*-, *hsc*-, *I*- und *v*-Schläuchen

Bei der Selbstung der *v*·I treten zu wenig Homozygoten *v*·*v* und *I*·*I* auf. SCHWEMMLE erklärt dies damit, daß die *v*-Schläuche schneller wachsen als die *I*-Schläuche. Sie befruchten zunächst die *I*-Samenanlagen, zu welchen sie die größere Affinität haben. Die kurze Zeit später im Fruchtknoten ankommenden *I*-Schläuche befruchten vorzugsweise die *v*-Samenanlagen und kommen dabei den nur zögernd auf sie zuwachsenden *v*-Schläuchen zuvor. Dadurch entstehen wenig *v*·*v*. Aber auch *I*·*I* entstehen in geringer Zahl, da die *I*-Samenanlagen größtenteils von den *v*-Schläuchen vorweg befruchtet werden (SCHWEMMLE 1951, 1953 a, SCHWEMMLE-KOEPCHEN 1953). Daß die *v*-Schläuche schneller wachsen als die *I*-Schläuche, wurde bereits bei den Kreuzungen mit *B*·*l* ♀ besprochen und im Griffel der *B*·*l* festgestellt.

In den Nachbestäubungen *v*·I × Typ A × *hsc*·*hsc* und *v*·I × *I*·I × *hsc*·*hsc* traten *v*·*hsc* und *I*·*hsc* nur selten auf. Die *hsc*-Schläuche haben demnach nur in Ausnahmefällen überholt (SCHWEMMLE 1951). Daraus kann geschlossen werden, daß *v*- und *I*-Schläuche schneller als *hsc*-Schläuche wachsen und von diesen nicht mehr überholt werden.

Diese Annahme verschieden schnellen Pollenschlauchwachstums wurde geprüft. Die Versuchsergebnisse sind aus Tabelle 1 zu entnehmen.

Die B-Schläuche wuchsen mit einem Durchschnittswert von $6^{\text{h}28^{\text{m}}}$ wieder am langsamsten. Die mittlere Wuchszeit der *l*-Schläuche war sehr viel niedriger als die der B-Schläuche. Sie betrug für die l_1 -Schläuche aus der Bestäubung mit Pollen der $l \cdot II_{tt}$ $5^{\text{h}43^{\text{m}}}$. Der Unterschied ist statistisch gesichert.

Noch schneller wuchsen die *hsc*-Schläuche; sie brauchten nur $5^{\text{h}35^{\text{m}}}$. Der Unterschied zu den nur wenig langsamer wachsenden *l*-Schläuchen und den wesentlich langsameren B-Schläuchen ist statistisch gesichert.

Die *I*- und *v*-Schläuche wuchsen schneller als alle oben beschriebenen Formen. Ihr Unterschied zu diesen ist statistisch gesichert. Damit erwies sich die Vermutung, daß die *v*- und *I*-Schläuche schneller als die *hsc*-Schläuche sind, als richtig.

Von den *I*-Schläuchen benötigten die mit *odorata*-Plasma längere Zeit, im Durchschnitt $4^{\text{h}50^{\text{m}}}$, zum Durchwachsen des Griffels, als die *I*-Schläuche mit *Berteriana*-Plasma, deren Mittelwert $4^{\text{h}40^{\text{m}}}$ betrug. Der Unterschied der beiden *I*-Pollenschlauchsorten mit verschiedenem Plasma ist statistisch gesichert. SCHWEMMLE schloß aus seinen Kreuzungen mit $B \cdot l$ ♀, daß *I*-Schläuche mit *Berteriana*-Plasma schneller wachsen als *I*-Schläuche mit *odorata*-Plasma. Im Griffel der $B \cdot l$ konnte dies nicht nachgewiesen werden. Für entsprechende Kreuzungen mit $v \cdot I$ ♀ liegen keine Angaben vor. Der Versuch mit abgeschnittenen Griffeln der $v \cdot I$ zeigt aber, daß hier die *I*-Schläuche mit *Berteriana*-Plasma tatsächlich schneller wachsen als die *I*-Schläuche mit *odorata*-Plasma.

Die *v*-Schläuche mit *odorata*-Plasma wuchsen im Griffel der $v \cdot I$ ebenso schnell (im Durchschnitt $4^{\text{h}40^{\text{m}}}$) wie die *v*-Schläuche mit *Berteriana*-Plasma ($4^{\text{h}39^{\text{m}}}$). Die gleiche Zeit brauchten auch die *I*-Schläuche mit *Berteriana*-Plasma, jedoch ist der Unterschied der *v*-Schläuche gegenüber den *I*-Schläuchen mit *odorata*-Plasma statistisch gesichert. Damit ist die Vermutung, daß bei Selbstungen der $v \cdot I$ die *v*-Schläuche schneller als die *I*-Schläuche wachsen — beide mit *odorata*-Plasma — bestätigt.

b) Versuche mit Pollen der $l \cdot II$

Verschiedene Kreuzungsergebnisse weisen darauf hin, daß das Pollenschlauchwachstum verlangsamt ist, wenn l_T - und l_t -Schläuche nebeneinander durch den Griffel wachsen (vgl. Seite 182). Im Griffel der $B \cdot l$ bestätigten die Versuche dies nicht. Für die beschriebenen Kreuzungen waren aber $B \cdot II \text{ } \varnothing$ und $l \cdot II \text{ } \varnothing$ verwendet worden. Den II -Komplex bilden 4 I - und 3 l -Chromosomen. Möglicherweise waren die vermuteten Unterschiede durch Wachstumsversuche in Griffeln der $v \cdot I$ nachzuweisen.

Die Ergebnisse zeigt Tabelle 1. Die mittlere Wuchszeit der Schläuche nach Bestäubung mit Pollen der $l \cdot II_{tt}$ ist mit durchschnittlich 5^h43^m beträchtlich kürzer als die Zeit, welche die l_T - und l_t -Schläuche aus dem Pollen der $l \cdot II_{Tt}$ (Mittelwert 6^h00^m) brauchten, um Griffel gleicher Länge zu durchwachsen. Der Unterschied ist statistisch gesichert. Die l -Pollenschläuche waren demnach langsamer, wenn l_T - und l_t -Schläuche den Griffel gleichzeitig durchwachsen. Waren dagegen nur l_t -Schläuche vorhanden, so wuchsen diese schneller. Eben das aber folgte SCHWEMMLE aus seinen Kreuzungen.

Wie bei den Versuchen mit Griffeln der $B \cdot l$ und Pollen der $l \cdot II$, so war auch bei den Untersuchungen mit Griffeln der $v \cdot I$ die Zahl der Ausfälle, d. h. solcher Versuche, bei welchen weniger als 10 Pollenschläuche aus dem Griffelstumpf herauswuchsen, groß. Die Ausfälle waren zeitlich gehäuft. Zu Beginn der Blühperiode waren die Ausfälle nicht besonders groß; dann folgte eine Zeit mit sehr vielen Ausfällen. Am Ende der Blühperiode waren dann wieder fast keine Ausfälle mehr zu verzeichnen. Bei der $l \cdot II_{Tt}$ waren vom 16. 7. bis 25. 7. 1952 von 36 Versuchen 5 unbrauchbar. Am 26. 7., 12., 13. und 19. 8. wurden insgesamt 16 Versuche durchgeführt, von welchen nur 3 brauchbar waren. Die 16 Versuche am 26. und 28. 8. dagegen waren alle zu verwerten. Aus diesen Ergebnissen kann geschlossen werden, daß die teilweise Sterilität des Pollens, welche allgemein zu Anfang und Ende der Blühperiode beobachtet werden kann, günstig für die Keimung des Pollens und das Schlauchwachstum bei $l \cdot II$ ist. Das Schlauchwachstum würde demnach eine Hemmung bei voller Fertilität des Pollens erfahren.

c) Versuche mit Pollen der *Oe. scabra* ($hsc \cdot hsc$)

Im Griffel der $B \cdot l$ konnte die nach den genetischen Untersuchungen erwartete Hemmung des Schlauchwachstums nach reichlicher Bestäubung von vier Narbenschenkeln mit Pollen der $hsc \cdot hsc$ und bei der ebenfalls reichlichen Bestäubung von je zwei Narbenschenkeln mit $hsc \cdot hsc$ -Pollen und dem Pollen einer anderen Sorte durch den Ver-

such mit abgeschnittenen Griffeln aufgezeigt werden (vgl. Seite 184). Dieselben Versuche wurden mit Griffeln der $v \cdot I$ durchgeführt.

Die Wuchszeiten der hsc-Schläuche sind nach der Bestäubung von einem (5^{h38m}) und von vier Narbenschenkeln (5^{h35m}) die gleichen (Tabelle 1). Auffallend groß ist hier die Schwankung des Mittelwertes mit $M_w = \pm 11,6 (15,5)^m$ und $M_w = \pm 9,4 (12,7)^m$. Vielleicht rührt dies davon her, daß die Keimung der hsc-Pollenkörner auf den Narben der $v \cdot I$ gehemmt ist und sich über eine längere Zeit erstreckt. Trifft dies zu, so wachsen auch bei der Bestäubung von vier Narbenschenkeln weniger Pollenschläuche nebeneinander durch den Griffel, die sich aus diesem Grunde dann auch nicht gegenseitig hemmen können.

Ein überraschendes Ergebnis zeigt der Vergleich der Mischbestäubungen von je zwei Narbenschenkeln mit Pollen von hsc·hsc und B·II einerseits, hsc·hsc und $l \cdot II$ andererseits. Im ersten Fall traten die Schläuche im Durchschnitt nach 5^{h28m} aus der Schnittfläche des Griffels heraus. Sehr viel langsamer wuchsen die Pollenschläuche im zweiten Fall, sie brauchten jetzt durchschnittlich 5^{h51m} . Der Unterschied ist statistisch gesichert. Wie im Abschnitt II a nachgewiesen wurde, wachsen die hsc-Schläuche schneller als die l - und B-Schläuche. Bei beiden Mischbestäubungen mußten demnach die zuerst aus dem Griffelstumpf wachsenden Pollenschläuche hsc-Schläuche sein. Sie wachsen aber langsamer, wenn gleichzeitig mit Pollen der hsc·hsc und der $l \cdot II$ bestäubt wird. Zur Erklärung dieser Verhältnisse kann die folgende Überlegung dienen: die l -Schläuche wachsen im Griffel der $v \cdot I$ nur wenig langsamer (Mittelwert 5^{h43m}) als die hsc-Schläuche. Deren mittlere Wuchszeit nach Bestäubung von zwei Narbenschenkeln wurde nicht festgestellt; bekannt ist sie aber nach Bestäubung von vier Narbenschenkeln (5^{h35m}) und einem Narbenschenkel (5^{h38m}). Der Unterschied zu der Wuchszeit der l -Schläuche ist demnach nicht groß. Vielleicht hemmen sich nun die hsc- und l -Schläuche gegenseitig, wenn sie nebeneinander durch den Griffel wachsen. Eine gleichartige Hemmung wurde bereits durch das verlangsamte Wachstum der l_T - und l_t -Schläuche im Griffel der $v \cdot I$ festgestellt (s. Seite 187). Andere Verhältnisse treten aber ein, wenn mit Pollen der hsc·hsc und der B·II gleichzeitig bestäubt wird. Die B-Schläuche wachsen sehr viel langsamer (im Durchschnitt 6^{h28m}) als die hsc-Schläuche (5^{h35m} bzw.

5^{h38m}). Die hsc-Schläuche können nun den Griffel unbeeinflusst durchwachsen, da eine hemmende Wirkung durch die viel langsameren B-Schläuche offenbar nicht mehr erfolgt. Warum in diesen Versuchen die mittlere Wuchszeit der hsc-Schläuche (5^{h28m}) nicht die gleiche ist wie nach Bestäubung von einem bzw. vier Narbenschenkeln (5^{h38m} , 5^{h35m}), ist allerdings nicht zu erklären.

III. Vergleich der Versuche mit den Griffeln der $v \cdot I$ und der $B \cdot l$

Nunmehr soll das Wachstum der einzelnen Pollenschlauchsorten in den Griffeln der $B \cdot l$ und der $v \cdot I$ verglichen werden. Dabei muß sich zeigen, ob eine Abhängigkeit des Pollenschlauchwachstums von der Art des Griffels besteht, denn in diesem Fall müßten dieselben Schläuche verschieden rasch durch die beiden Griffel wachsen. Wichtig ist auch die Frage, ob die Reihenfolge der Durchwuchszeiten in beiden Griffelsorten dieselbe ist.

Außerdem wurden Narben von $v \cdot I$ -Pflanzen bestäubt, die verschiedenes Plasma hatten. Es waren dies die ursprüngliche *Oenothera odorata* ($v \cdot I$) mit *odorata*-Plasma und je eine $v \cdot I$ mit *Berteriana*- bzw. *argentinae*-Plasma. Die Bestäubungen wurden mit Pollen des Typ A ausgeführt, der sich ebenfalls im Plasma unterschied.

Vergleichen wir zunächst an Hand der Tabelle 1 die Versuche mit $B \cdot l$ - und $v \cdot I$ -Griffeln. In beiden wuchsen die B-Schläuche von allen Pollenschlauchsorten am langsamsten. Im Griffel der $B \cdot l$ waren sie aber schneller (6^{h16m}) als im Griffel der $v \cdot I$ (6^{h28m}). Der Unterschied ist statistisch gesichert.

Die l -Schläuche wuchsen in beiden Griffeln schneller als die B-Schläuche. Es wuchsen jetzt aber die l_t -Schläuche aus Pollen der $l \cdot II_{tt}$ im Griffel der $v \cdot I$ (Mittelwert 5^{h43m}) schneller als im Griffel der $B \cdot l$ (6^{h00m}). Der Unterschied ist statistisch gesichert.

Auch die l_t - und l_T -Schläuche wuchsen nach Bestäubung mit Pollen der $l \cdot II_{Tt}$ im Griffel der $B \cdot l$ etwas langsamer als im Griffel der $v \cdot I$. Der geringe Unterschied (6^{h04m} , 6^{h00m}) ist nicht statistisch gesichert.

Die hsc-Schläuche wuchsen im Griffel der B·l, gleich wie die B-Schläuche, schneller als im Griffel der v·I. Der Wachstumsunterschied in den beiden Griffeln ist für alle vier Bestäubungsarten statistisch gesichert.

Wie erwähnt, wachsen im Griffel der B·l die hsc-Pollenschläuche nach einer Bestäubung von vier Narbenschenkeln infolge gegenseitiger Hemmung langsamer als nach der Bestäubung nur eines Narbenschenkels. Hier wuchsen weniger Pollenschläuche nebeneinander durch den Griffel und beeinflussten sich deshalb nicht. Im Griffel der v·I wurde dies nicht festgestellt. Es wurde vermutet (s. Seite 188), daß hier die Pollenkörner schlechter keimen, so daß in beiden Fällen nur wenige hsc-Schläuche gleichzeitig wachsen. Der Wert für M_w (vgl. Tabelle 1) ist bei Verwendung von v·I-Griffeln besonders hoch und spricht für diese Annahme. Im Griffel der B·l ist dies nicht der Fall. Es liegt kein Grund vor anzunehmen, daß auch hier eine Verzögerung der Pollenkeimung eintritt. Durch Pollenkeimversuche auf Narbenschleim von B·l und v·I müßte sich klären lassen, ob tatsächlich die Keimung des Pollens der hsc·hsc von der Art der Narbe abhängig ist.

Tabelle 2

Griffel von	Pollen von Typ A od. Pl.		Pollen von Typ A Bert. Pl.
	Mittelwert		Mittelwert
v·I od. Pl.	4h40m $\pm$ 4,5 (6,0) ^m	↑↑↑	4h39m $\pm$ 3,9 (5,2) ^m
v·I Bert. Pl.	4h33m $\pm$ 4,5 (6,1) ^m	↑↑↑	4h32m $\pm$ 4,0 (5,4) ^m
v·I arg. Pl.	4h30m $\pm$ 4,1 (5,4) ^m	↓↓↓	4h30m $\pm$ 3,4 (4,6) ^m
B·l	4h29m $\pm$ 2,4 (3,3) ^m	↓↓↓	4h32m $\pm$ 1,5 (2,1) ^m

Abkürzungen wie in Tabelle 1 (*arg.* = *argentinae*)

Auch die I-Schläuche mit *odorata*-Plasma wuchsen im Griffel der B·l schneller (4h35^m) als im Griffel der v·I (4h50^m). Der Unterschied ist statistisch gesichert. Weniger unterschieden sich die I-Schläuche mit *Berteriana*-Plasma (4h40^m und 4h37^m), hier konnte die statistische Sicherung nicht durchgeführt werden.

Die vergleichenden Untersuchungen für v-Pollenschläuche wurden mit vier verschiedenen Griffeln durchgeführt. Die Ergebnisse sind in

Tabelle 2 zusammengefaßt. Die Pfeile zeigen an, welche Unterschiede der durchschnittlichen Wuchszeiten statistisch gesichert sind.

Die v-Schläuche mit *odorata*- und *Berteriana*-Plasma wachsen am schnellsten im Griffel der B·l (4^h29^m , 4^h32^m), am langsamsten im Griffel der v·I mit *odorata*-Plasma (4^h40^m , 4^h39^m). Die Wachstumsunterschiede sind in beiden Fällen statistisch gesichert. Schnelleres Wachstum im Griffel der B·l wurde auch für die B-, hsc- und I-Schläuche beschrieben.

Es sind aber auch Unterschiede im Wachstum der v-Schläuche durch die Griffel der v·I mit verschiedenen Plasmen vorhanden. Die v-Schläuche mit *odorata*-Plasma wachsen in den Griffeln der v·I mit *odorata*-, *Berteriana*- und *argentinea*-Plasma verschieden schnell (4^h30^m , 4^h33^m , 4^h30^m). Die gleichen Werte finden wir für die v-Schläuche mit *Berteriana*-Plasma (4^h39^m , 4^h32^m , 4^h30^m). Das Plasma der Pollenschläuche ist in diesen Fällen ohne Einfluß. Das ist deshalb bemerkenswert, weil die v-Schläuche mit *odorata*-Plasma die B·l-Griffel rascher durchwachsen als diejenigen mit *Berteriana*-Plasma. —

Zusammenfassend kann nochmals festgestellt werden, daß B-, hsc-, I- und v-Schläuche die Griffel der B·l schneller durchwachsen als die Griffel der v·I. Lediglich bei den l-Schläuchen ist es umgekehrt. Die Reihenfolge der mittleren Wuchszeiten ist aber jeweils dieselbe. Sie nehmen in der Reihenfolge B — l — hsc — I — v ab. Für die v-Schläuche mit *odorata*- und *Berteriana*-Plasma wurde ferner festgestellt, daß sie die Griffel der v·I mit verschiedenen Plasmen verschieden rasch durchwachsen.¹⁾ —

Durch die Untersuchungen über die Wachstumsgeschwindigkeit der Pollenschläuche wurde das Verhalten derselben im Griffel beobachtet. Die Versuche des 2. Teiles der vorliegenden Arbeit über den Chemotropismus zeigten die Anziehung zwischen Samenanlagen und Pollenschläuchen. Beiderlei Untersuchungen vermögen aber nicht die Vorgänge zu erfassen, welche sich abspielen, wenn die Pollenschläuche in den Fruchtknoten eintreten. Doch dürften sich gerade diese

¹⁾ Auf die nach Abschluß der vorliegenden Arbeit erschienene Veröffentlichung von HIEMENZ kann in diesem Zusammenhang nur hingewiesen werden. HIEMENZ fand bei Untersuchungen an *Salpiglossis* ebenfalls genetisch bedingte Abhängigkeit der Pollenfunktionen vom Griffelgewebe und durch gegenseitige Beeinflussung zweier Pollensorten. Ferner wurde selektive Befruchtung in ähnlicher Abstufung gefunden, wie sie bei Oenotheren durch SCHWEMMLE beschrieben ist.

Vorgänge noch ausschlaggebend in den Kreuzungen auswirken. Es ist z. B. möglich, daß eine Stauung der zahlreichen Pollenschläuche beim Einwachsen in den Fruchtknoten eintritt. Die Kreuzungen mit Nachbestäubung weisen darauf hin. Vergleicht man nämlich das Ergebnis dieser Kreuzungen und das relativ schnelle Wachstum der Schläuche im Griffel, so ist nicht denkbar, daß das Überholen von Schläuchen in allen Fällen im Griffel stattfindet. In der Nachbestäubungskreuzung $B \cdot I \times B \cdot II \times I \cdot I$ wurde ein Überholen der B- von den I-Schläuchen selbst dann noch festgestellt, wenn deren Pollen 15—20^h später auf die Narbe kam. Da die am langsamsten wachsenden B-Schläuche im Höchstfall zum Durchwachsen eines 3 cm langen Griffels 8^h brauchen, dürften sie bei einer durchschnittlichen Gesamtlänge des Griffels von 3,5 cm höchstens 9^h30^m, reichlich berechnet, benötigen. Die I·I-Schläuche durchwachsen den 3 cm langen Griffel in frühestens 4^h10^m, den 3,5 cm langen Griffel in etwa 5^h. Da der Pollen jedoch 15^h später auf die Narbe kam, haben die B-Schläuche bereits 5¹/₂^h vor diesem Bestäubungszeitpunkt den Fruchtknoten erreicht und die B-Schläuche haben damit einen Vorsprung von 10¹/₂^h vor den I-Schläuchen. Ein Überholen der I-Schläuche müßte nach dieser Berechnung im Fruchtknoten stattfinden und nicht, wie erwartet, im Griffel.

2. Teil. Untersuchungen über den Chemotropismus der Pollenschläuche

Material und Methode

Die Untersuchungen wurden in den Jahren 1953 und 1954 durchgeführt. Die Pflanzen entstammten wiederum den Aufzuchten von Herrn Professor SCHWEMMLE. Außer den schon beschriebenen Formen wurden die Homozygoten $v \cdot v$, *Oe. argentinea* (ha·ha), *Oe. longiflora* (hl·hl) und *Oe. Hookeri* (hHook·hHook) verwendet.

Während die Wuchszeiten der Pollenschläuche durch den Versuch mit abgeschnittenen Griffeln in relativ einfacher Weise ermittelt werden können, treten große Schwierigkeiten bei der Untersuchung der Verhältnisse im Fruchtknoten auf. Hier ist der Eingriff in das physiologische Geschehen wesentlich größer.

Als erstes wurde die nachfolgend beschriebene Methode ausprobiert, die aber leider unbrauchbar war. Zuerst wurden die Samenanlagen einzeln in den Nährboden gelegt. Dann wurden die Griffel in bestimmter Länge abgeschnitten und mit den Schnittflächen in den Nährboden desselben Präparates in ganz bestimmter Anordnung zu den dort liegenden Samenanlagen gebettet. Diese war so, daß nach

erfolgter Bestäubung die aus dem Griffelstumpf austretenden Pollenschläuche im Falle einer chemotropischen Anziehung in einem deutlichen Winkel aus ihrer natürlichen Wuchsrichtung weg und auf die Samenanlagen zu wachsen mußten. Dieser Versuchsanordnung lag der Gedanke zugrunde, einen Chemotropismus sowohl durch den Grad der Ablenkung der Pollenschläuche aus ihrer natürlichen Wuchsrichtung, als auch durch die Zahl der abgelenkten Schläuche meßbar zu erfassen.

In keinem der zahlreichen Versuche konnte jedoch eine deutliche Ablenkung der Pollenschläuche festgestellt werden. Stets wuchsen die aus dem Griffelstumpf heraus tretenden Schläuche strahlenförmig nach allen Richtungen in das umgebende Nährmedium.

Nun wurden die Versuche variiert:

1. Änderung der Diffusionszeit. Den Untersuchungen liegt die Hypothese zugrunde, daß die Samenanlagen chemotropisch anziehend wirkende Stoffe abgeben. Da die Art dieser Stoffe unbekannt ist, ist auch ihre eventuelle Diffusionsgeschwindigkeit in der Gelatine nicht festzustellen. Daher mußten die Samenanlagen zu verschiedenen Zeitpunkten nach und vor der Bestäubung ausgelegt werden.

So wurden die Samenanlagen 2^h nach der Bestäubung ausgelegt, etwa 2^h vor dem Austreten der ersten Schläuche aus der Schnittfläche des Griffels. In den nächsten Versuchsreihen wurden die Samenanlagen gleichzeitig mit der Bestäubung der Narben ausgelegt und bei den weiteren Versuchen 2, 6, 14, 20, 24, 30 und 41^h vor der Bestäubung. Die verschiedenen Diffusionszeiten betrugen demnach 2, 4, 6, 10, 18, 24, 28, 34 und 45^h.

Die Versuche wurden mit verschiedenen Samenanlagen, Griffeln und Pollensorten durchgeführt. In keinem Fall konnte eine deutliche Ablenkung von Schläuchen zur Samenanlage hin festgestellt werden.

2. In einigen Versuchen wurde das Nährmedium variiert. Da die Vermutung nahe lag, daß einer der im Nährboden vorhandenen Stoffe durch zu hohe Konzentration eine von der Samenanlage ausgehende chemotropische Anziehung unwirksam machen könnte, wurde die Zugabe von Rohrzucker, Aneurin und Borsäure stufenweise vermindert. Da die Pollenschläuche in diesen Fällen meist unmittelbar nach dem Herauswachsen aus dem Griffelstumpf platzen, verliefen diese Versuche ebenfalls ohne Erfolg.

3. Nach Literaturangaben (LIDFORSS 1899, CORRENS 1889, TSUNG-HSUN T_{SAO} 1949) werden Pollenschläuche durch Narbenteile angezogen. In der oben besprochenen Versuchsanordnung wurden ebenfalls Narbenteile an Stelle der Samenanlagen ausgelegt. Auch bei diesen Versuchen war keine Ablenkung der Pollenschläuche festzustellen. —

Eine Möglichkeit zur quantitativen Auswertung der chemotropischen Versuche bot sich durch die nachfolgend beschriebene Methode:

Der Nährboden wurde in dünner Schicht (0,50—0,75 mm) auf den Objektträger gebracht und darauf 100 Samenanlagen in einer 5 cm langen Reihe eingebettet. Nach etwa 15—20^h wurden Pollenkörner im Abstand von etwa 2 mm in eine zur ersten

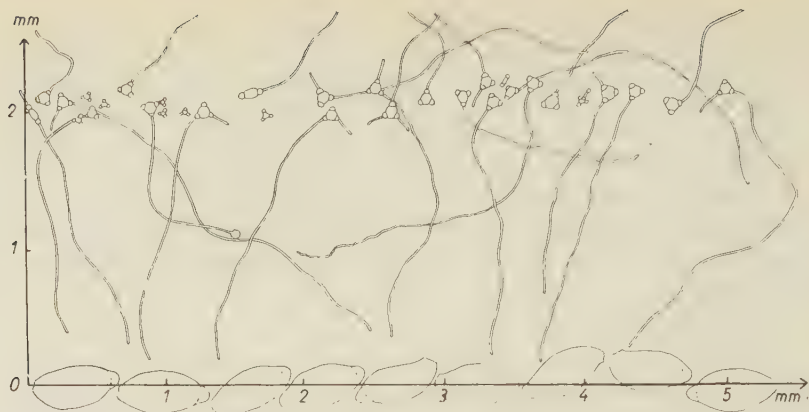


Abb. 1: Skizze eines Versuches mit v-Samenanlagen und Pollen der *Oe. argentinea* (ha·ha)

parallelen Reihe gelegt. War die Keimung gut, so wurde der Versuch nach einigen Stunden ausgezählt (vgl. Abb. 1). Zuerst wurde die Gesamtzahl der Schläuche erfasst. Dann wurden die positiv chemotropisch gewachsenen Schläuche gezählt. Als positiv gewachsen wurden diejenigen Schläuche betrachtet, welche in einen Winkel $\alpha = 120^\circ$ einwuchsen, dessen Scheitelpunkt das Pollenkorn darstellt. Die Winkelhalbierende steht auf der 5-cm-Reihe der Samenanlagen senkrecht (s. Schema, Abb. 2).

Die Pollenschläuche wachsen im Nährboden nicht gradlinig, sondern oft in mehrfachen Krümmungen und Windungen. Besondere Aufmerksamkeit wurde deshalb beim Auszählen den Enden der Pol-



Abb. 2: Schema der Versuchsanordnung

lenschläuche zugewendet. Wuchsen die Schläuche zunächst nicht auf die Samenanlagen zu, so wurden sie dennoch als positiv gewertet, wenn das Ende dieser Schläuche eine eindeutige Reaktion auf die Samenanlage zeigte. Dasselbe gilt für den umgekehrten Fall, wenn Schläuche, welche zuerst „positiv“ wuchsen, nach einiger Zeit von den Samenanlagen wegwuchsen. Solche Schläuche wurden nicht mehr als positiv gewachsen gewertet.

Beeinflussen die Samenanlagen die Pollenschläuche nicht, so müssten der Wahrscheinlichkeit nach in den Winkel $\alpha = 120^\circ$ ein Drittel

der Pollenschläuche (33,3 %) einwachsen. Wurden an Stelle der Samenanlagen Quarkörner in die 5-cm-Reihe gelegt, so ist dies auch der Fall. Von 1652 Schläuchen wuchsen 542 in positiver Richtung, das sind 32,8 %. Dieser Wert von fast 33 % ist damit zugleich der Mindestwert, welcher in jedem Fall zu erwarten ist.

Eine Versuchsreihe mit bestimmten Samenanlagen und Pollenschläuchen bestand aus ca. 30 Versuchen. In jedem dieser Versuche wurden mindestens 50 Pollenschläuche (also mindestens 1500 bei einer Versuchsreihe) ausgezählt und deren Prozentsatz an positiv gewachsenen Schläuchen errechnet. Diese Einzelwerte wurden in Kurven eingetragen und die statistische Sicherung mit 99,73 % Wahrscheinlichkeit errechnet. Die Gesamtzahl der Pollenschläuche aller Einzelversuche wurde addiert, ebenso die Zahl der positiv gewachsenen Schläuche. Daraus wurde der Prozentsatz an positiv gewachsenen Schläuchen einer Versuchsreihe errechnet. Diese Werte sind in den Tabellen 3 und 4 eingetragen.

Zunächst wurde das Reaktionsvermögen verschiedener Pollenschlauchsarten auf bestimmte Samenanlagen geprüft. Davon ist im I. Abschnitt die Rede. Im II. Abschnitt werden Untersuchungen mit Pollen der homozygoten *Oe. argentinea* und verschiedenen Samen-

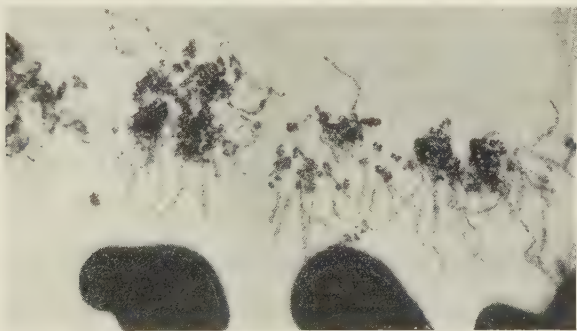


Abb. 3: Chemotropische Anziehung der Pollenschläuche durch die Samenanlagen bei *Narcissus Tazetta*

anlagensorten behandelt. Durch solche Versuche kann gezeigt werden, daß die Tropismen der Pollenschläuche von den verschiedenen konstituierten Samenanlagen abhängig sind. —

MOLISCH beschrieb bei *Narcissus Tazetta* Anlockung der Pollenschläuche durch Narbenteile, Griffelteile, Blütenstiel, Blütenschaft und Hefe; bei *N. Poeticus* wurde Anlockung der Pollenschläuche durch Samenanlagen beobachtet (MOLISCH 1893). Diese Versuche wurden

1954 mit Narbenstücken und Samenanlagen von *N. Tazetta* wiederholt und bestätigt. Dazu wurde der bei MOLISCH beschriebene Nährboden verwendet (2 % Gelatine, 7 % Rohrzucker). Gleichzeitig mit den Narbenstücken und Samenanlagen wurden die Pollenkörner im Kreis um erstere gelegt. Die Pollenschläuche wuchsen eindeutig auf Narbenstücke und Samenanlagen zu. Nachdem die chemotropische Reaktion der Pollenschläuche festgestellt war, wurden die Versuche nochmals in der dann bei Oenotheren verwendeten Versuchsanordnung (s. o.) durchgeführt. Fast alle Pollenschläuche wurden hier von den Samenanlagen angezogen (nahezu 100 %). Abb. 3 zeigt die Mikrophotographie eines solchen Präparates. Der Versuch wurde mit dem gleichen Ergebnis sowohl mit dem Nährboden nach MOLISCH durchgeführt, als auch mit einem Nährsubstrat, welches außer Rohrzucker und Gelatine noch Aneurin und Borsäure enthielt, entsprechend dem bei Oenotheren verwendeten Nährboden.

KAIENBURG fand, daß sich Pollenschläuche von Oenotheren indifferent gegen isolierte Samenanlagen, Narbenschkel, Schnitte durch den Griffel und den Fruchtknoten und isolierte Pflanzenteile verhalten. Durch unsere Untersuchungen ist dies Ergebnis durchaus verständlich, da solche über den Chemotropismus bei Pollenschläuchen von Oenotheren nur mit einer Methode durchführbar sind, welche es ermöglicht, sehr geringe Reaktionen der Pollenschläuche zu erfassen. Eine solche Methode ist durch Auszählung der Pollenschläuche und Errechnung des Prozentsatzes an positiv chemotropisch gewachsenen Schläuchen gegeben. Erst jetzt ließ sich statistisch gesichert nachweisen, daß Pollenschläuche durch Samenanlagen chemotropisch angezogen werden.

I. Unterschiedliches Reaktionsvermögen von Pollenschläuchen auf Samenanlagen

a) Die Versuche mit Samenanlagen der B·l

1. Die Kreuzungen $B \cdot l \times hsc \cdot hsc$, $B \cdot l \times I \cdot I$ und $B \cdot l \times Typ A (v)$ setzen mit einem durchschnittlichen Samenansatz von 47,3 %, 38,2 % und 16,1 % sehr unterschiedlich an (SCHWEMMLE 1951). SCHWEMMLE stellte die zugehörigen Affinitäten aus Kreuzungen der Jahre 1944 und 1949 fest; wir können sie aus Tabelle 3 entnehmen. Diesen Kreuzungen entsprechend, wurden Samenanlagen von $B \cdot l$ in den Nährboden gelegt und 15–20^h später Pollen von $hsc \cdot hsc$, $I \cdot I$ und $Typ A (v)$ auf denselben Präparaten in oben beschriebener Weise zum Keimen ausgelegt.

Tabelle 3

Samen- an- lagen von	aus- gelegt h	Pollen von	pos. gew. Schläu- che %	Kreuzung	Samenansatz		Affinitäten		
					1944	1949	1944	1949	
B·l	15—20	hsc·hsc	45,3	B·l × hsc·hsc	47,3	47,3	B — hsc	25,8	21,9
							l — hsc	20,9	28,6
								46,7	50,5
B·l	15—20	I·I	39,4	B·l × I·I	38,2	48,6	B — I	21,1	21,0
							l — I	19,0	25,3
								40,1	46,3
B·l	15—20	Typ A	30,1	B·l × Typ A	16,1	—	B — v	0,0	—
							l — v	20,0	—
								20,0	
B·l	42—47	hsc·hsc	34,3	—	—	—			
B·l	42—47	I·I	39,5	—	—	—			
B·l	42—47	Typ A	40,4	—	—	—			
v·I	15—20	v·I	42,5	v·I Selbstg. v·I × v·I	1949 40,8	1950 51,8			
					37,8	46,9			
v·I	15—20	I·I	29,2	v·I × I·I	16,2	36,0			
Quarz- körner	15—20	hsc·hsc	32,8	—	—	—			

Die Ergebnisse entnehmen wir den drei ersten — horizontalen — Spalten der Tabelle 3. Die Prozentsätze der positiv gewachsenen Schläuche dieser drei Versuchsreihen waren verschieden groß. Die meisten Pollenschläuche wuchsen dann auf die Samenanlagen der B·l zu, wenn im Versuch Pollen der hsc·hsc verwendet wurde (45,3 %). Niedriger war der Prozentsatz positiv gewachsener Schläuche, wenn der Pollen der I·I zum Keimen ausgelegt wurde (39,4 %). Diese beiden Werte sind höher als der des Kontrollversuchs mit Quarzkörnern an Stelle der Samenanlagen (32,8 %). Die Unterschiede zum Kontrollversuch und zwischen den hsc- und I-Schläuchen sind statistisch gesichert. Daraus kann geschlossen werden, daß hsc- und I-

Schläuche von den Samenanlagen der $B \cdot l$ chemotropisch angezogen werden und daß diese Anziehung verschieden stark ist. — Niedriger als die Zahl der positiv gewachsenen Schläuche im Kontrollversuch war die aus Pollen des Typ A (30,1 %).

Vergleichen wir nun die Ergebnisse mit den entsprechenden Kreuzungen. Die beste Übereinstimmung besteht mit den Samenansätzen des Jahres 1944. Die Kreuzung $B \cdot l \times hsc \cdot hsc$ setzte mit einem Samenansatz von 47,3 % am besten an. Der Chemotropieversuch mit Samenanlagen der $B \cdot l$ und Pollen der $hsc \cdot hsc$ ergab mit 45,3 % den höchsten Prozentsatz an positiv gewachsenen Schläuchen. Der Samenansatz der Kreuzung $B \cdot l \times I \cdot I$ war mit 38,2 % niedriger als der der vorher besprochenen Kreuzung. Entsprechend wuchsen weniger I -Schläuche auf die $B \cdot l$ -Samenanlagen im Versuch zu (39,4 %). Die Kreuzung $B \cdot l \times \text{Typ A}$ setzte mit 16,1 % schlecht an, weil die v -Schläuche nur von den l -Samenanlagen angezogen werden. Mit 30,1 % positiv gewachsenen Schläuchen wurde im parallelen Chemotropieversuch der niedrigste Prozentsatz erhalten. Ein zahlenmäßig mit dem Samenansatz der Kreuzungen gleicher Prozentsatz an positiv gewachsenen Schläuchen kann hier nicht erwartet werden, da dessen unterste Genze durch den Kontrollversuch mit 33 % gegeben ist (vgl. S. 195). — Von den Samenansätzen des Jahres 1944 unterschieden sich bei der Kreuzung $B \cdot l \times hsc \cdot hsc$ und bei der Kreuzung $B \cdot l \times I \cdot I$ diejenigen des Jahres 1949. In diesem Jahre zeigten die optimalen Samenansätze (47,3 % bei Bestäubung von zwei Narbenschenkeln mit Pollen der $hsc \cdot hsc$ und 48,6 % bei Bestäubung von vier Narbenschenkeln mit Pollen der $I \cdot I$) fast keine Differenz. Eine Differenz tritt aber wieder auf, wenn die aus den Kreuzungen des Jahres 1949 errechneten Affinitäten verglichen werden. Auf dem Objektträger lagen beim Chemotropieversuch B - und l -Samenanlagen nebeneinander. Sie sind äußerlich nicht zu unterscheiden. Da beide Samenanlagen auf die Pollenschläuche einwirken, mußten die aus den Kreuzungen errechneten Affinitäten B - hsc (bzw. B - I und B - v) und l - hsc (bzw. l - I und l - v) addiert werden, um die Versuche mit den Kreuzungsergebnissen vergleichen zu können (vgl. letzte — vertikale — Spalte in Tabelle 3). Der Unterschied der Anziehung zwischen Samenanlagen der $B \cdot l$ und den hsc -Schläuchen einerseits und I -Schläuchen andererseits ist wieder erkennbar. — Auch der Vergleich der Affinitäten des Jahres 1944 (Tabelle 3, vorletzte

— vertikale — Spalte) zeigt die Übereinstimmung der chemotropischen Versuche mit den Kreuzungsergebnissen.

2. Die unter 1 beschriebenen Versuche wurden ein zweites Mal mit dem Unterschied durchgeführt, daß die Samenanlagen, welche in den oben beschriebenen Versuchen 15—20^h vor dem Auslegen des Pollens auf den Objektträger in das Nährmedium gebracht wurden, noch längere Zeit vorher, etwa 42—47^h, ausgelegt wurden. Damit sollten Bedingungen geschaffen werden, welche den Kreuzungen mit Spätbestäubungen (die Narben wurden erst bestäubt, nachdem die Blüten bereits stark im Abblühen waren), verglichen werden konnten. Solche hat SCHWEMMLE ausgeführt.

Die Versuche mit Samenanlagen der B·l und Pollen von hsc·hsc zeigten, daß sich die starke Reaktion der Pollenschläuche (45,3 %) verringert, wenn die Samenanlagen längere Zeit im Nährmedium ausgelegt waren (34,3 %, Tabelle 3). Es ist anzunehmen, daß dann keine Anziehung mehr stattfindet, da der entsprechende Wert dem des Kontrollversuchs nahekommt.

Die Reaktion von I-Pollenschläuchen auf Samenanlagen der B·l änderte sich durch längeres Auslegen der Samenanlagen nicht (39,4 %, 39,5 %).

Das überraschendste Ergebnis zeigten die Versuche mit dem v-Pollen des Typ A. Wird dieser 15—20^h nach Auslegen der Samenanlagen zum Keimen gebracht, so ist die Zahl der auf die Samenanlagen zugewachsenen Schläuche (30,1 %) etwa die gleiche wie im Kontrollversuch (32,8 %). Wird aber der Pollen 42—47^h später ausgelegt, so steigt der Wert auf 40,4 %. Jetzt ist eine chemotropische Anziehung eindeutig nachzuweisen.

Wodurch der unterschiedliche Ausfall der beiden Versuchsreihen bedingt ist, kann nicht gesagt werden. Möglicherweise hat bei der zweiten Versuchsreihe die Konzentration der von den B- und l-Samenanlagen ausgeschiedenen chemotropisch wirksamen Stoffe zugenommen und die Pollenschläuche reagieren darauf anders als in der ersten Versuchsreihe. Für die hsc-Schläuche wäre das Optimum bereits überschritten. Die v-Schläuche dagegen reagieren erst auf höhere Konzentrationen. Es könnten aber auch die chemotropisch wirksamen Stoffe verändert worden sein und die drei verschiedenen Pollenschlauchsorten reagieren darauf verschieden. Dabei ist außer Betracht geblieben, daß vermutlich die von den B- und l-Samenanlagen ausgeschiedenen Stoffe verschieden sind. Anders ist es nicht zu verstehen, daß die v-Schläuche von den B-Samenanlagen nicht angezogen werden.

Jedenfalls ist zu erwarten, daß die Kreuzungen mit Früh- und Spätbestäubung je nach der verwendeten Pollenschlauchsorte recht verschieden ausfallen.

b) Die Versuche mit Samenanlagen der $v \cdot I$

Wie für die Samenanlagen der $B \cdot l$ wurde auch für die der $v \cdot I$ geprüft, ob sie die Schläuche aus verschiedenem Pollen ($v \cdot I$ und $I \cdot I$) unterschiedlich anzuziehen vermögen. Die Untersuchungen entsprachen der Kreuzung $v \cdot I \times v \cdot I$, welche gut ansetzt (optimaler Samenansatz bei Selbstungen der $v \cdot I$), und der Kreuzung $v \cdot I \times I \cdot I$, deren Samenansatz niedriger ist. Die Samenansätze dieser Kreuzungen aus den Jahren 1949 und 1950 sind in Tabelle 3 eingetragen. Dieser Tabelle entnehmen wir auch die Ergebnisse der Chemotropieversuche.

Die Zahl der positiv gewachsenen Schläuche war nach Auslegen von Pollen der $v \cdot I$ (42,5 %) größer als nach Auslegen von Pollen der $I \cdot I$ (29,2 %). Dies entspricht den aus Kreuzungen mit $v \cdot I$ ♀ erhaltenen Samenansätzen. Auch der Samenansatz war besser, wenn mit Pollen der $v \cdot I$ bestäubt wurde. Im Jahre 1949 waren es 40,8 % große Samen bei der Selbstung der $v \cdot I$ und 37,8 % bei der Kreuzung $v \cdot I \times v \cdot I$, im Jahre 1950 51,8 und 46,9 % große Samen. Niedriger war der Samenansatz mit 16,2 % im Jahre 1949 und mit 36,0 % im Jahre 1950 nach Bestäubung mit Pollen der $I \cdot I$. Warum die Samenansätze der gleichen Kreuzungen, aber auch der Selbstungen, aus verschiedenen Jahren so verschieden sind, ist eine Frage von großer Wichtigkeit, auf die hier aber nicht eingegangen werden kann.

Natürlich wäre es erwünscht gewesen, die Versuche für den Nachweis, daß die Samenanlagen verschiedene Pollenschläuche verschieden gut anziehen, noch zu erweitern. Aber das war schlechterdings unmöglich, denn die Versuche sind zeitraubender, als es vielleicht scheinen mag.

II. Versuche mit verschiedenen Samenanlagen, aber nur einer Pollenschlauchsorte

In den vorangehenden Untersuchungen wurde die chemotropische Anziehung von verschiedenen Pollenschläuchen durch jeweils die gleichen Samenanlagen beschrieben. Es ergab sich dabei, daß die Pollenschläuche je nach ihrer Konstitution verschieden reagieren. Es wurden aber auch Versuche mit nur einer bestimmten Pollenschlauchsorte,

nämlich den ha-Schläuchen aus Pollen der homozygoten *Oenothera argentea* (ha · ha) aber verschiedenen Samenanlagen gemacht. Hierzu wurden (s. Tabelle 4) nur Homozygoten verwendet. Die I · I und v · v stammen aus den Kreuzungen von SCHWEMMLE. Diese haben nur eine Sorte von Samenanlagen. Dadurch kann geprüft werden, ob die chemotropische Reaktion der ha-Pollenschläuche auf die verschieden konstituierten Samenanlagen verschieden ist. Die zum Vergleich herangezogenen Kreuzungen wurden, bis auf die Kreuzung *Oe. Hookeri* × *Oe. argentea*, welche nicht ansetzt (SIMON 1952), von LOERTZER im Jahre 1949 (LOERTZER 1954) ausgeführt.

Tabelle 4

Samenanlagen von	Pollen von	pos. chemotr. gew. Schläuche %	entsprechende Kreuzung	Samen- ansatz
I · I (I)	ha · ha	45,2	I · I × ha · ha	70,3
<i>Oe. argentea</i> (ha)	ha · ha	44,8	ha · ha × ha · ha	100
v · v (v)	ha · ha	39,8	v · v × ha · ha	48,9
<i>Oe. scabra</i> (hsc)	ha · ha	36,2	hsc · hsc × ha · ha	30,7
<i>Oe. longiflora</i> (hl)	ha · ha	35,4	hl · hl × ha · ha	6,3
<i>Oe. Hookeri</i> (hHook)	ha · ha	34,0	hHook · hHook × ha · ha	—
Quarzkörner	ha · ha	33,0	—	—

Die Untersuchungen ergaben (s. Tabelle 4), daß die ha-Pollenschläuche von den I-, ha-, v-, hsc- und hl-Samenanlagen verschieden stark chemotropisch angezogen werden. Die Unterschiede sind, bis auf die besonders erwähnten Ausnahmen, statistisch gesichert. Dagegen vermögen die hHook-Samenanlagen die ha-Schläuche nicht chemotropisch anzuziehen, der Unterschied ist nicht statistisch gesichert.

Die meisten ha-Schläuche wurden von den Samenanlagen der I·I (45,2 %) und der ha·ha (44,8 %) angezogen. Dementsprechend ist der Samenansatz bei den I·I×ha·ha-Kreuzungen (70,3 %) und den Selbstungen der ha·ha (100 %) am größten. Dabei ist zu bedenken, daß die *Oe. argentinea* kein sogenanntes Pulver, entstanden aus sterilen Samenanlagen, besitzt.

Weniger Schläuche (39,8 %) wuchsen auf die v-Samenanlagen zu. Auch die entsprechende Kreuzung v·v×ha·ha setzte mit einem Samenansatz von 48,9 % schlechter an als die oben besprochenen Kreuzungen.

Noch weniger Schläuche, nämlich 36,2 %, wurden von den hsc-Samenanlagen angezogen. Dementsprechend setzten auch hsc·hsc×ha·ha-Kreuzungen mit 30,7 % schlechter an als die vorbesprochenen.

Auf die Samenanlagen der hl·hl wuchsen 35,4 % der ha-Schläuche zu. Der Prozentsatz positiv gewachsener Schläuche ist nur wenig niedriger als bei den Versuchen mit den hsc-Samenanlagen. Der kleine Unterschied ist auch statistisch nicht gesichert. Die Kreuzung hl·hl×ha·ha setzte mit 6,3 % großen Samen sehr schlecht an. Entsprechend wenig ha-Schläuche wurden von den hl-Samenanlagen im Chemotropieversuch angelockt. Der hier erhaltene Prozentsatz von 35,4 % ist gegenüber dem Kontrollversuch nicht statistisch gesichert. Der Unterschied zu diesem ist von allen Versuchsreihen der geringste.

Nur 34,0 % ha-Schläuche wuchsen auf Samenanlagen der hHook·hHook zu. Der Unterschied zum Kontrollversuch (33,0 %) ist nicht statistisch gesichert. Es konnte keine chemotropische Anziehung zwischen hHook-Samenanlagen und ha-Pollenschläuchen nachgewiesen werden. Nach der Kreuzung hHook·hHook×ha·ha war dies zu erwarten, da diese nicht ansetzt.

Beim Vergleich der Chemotropieversuche mit den Samenansätzen der Kreuzungen tritt die Frage auf, warum die Unterschiede bei letzteren größer sind als bei den Versuchen auf dem Objektträger. Bei diesen ist die untere Grenze der Prozentsätze durch den Kontrollversuch, bzw. die Wahrscheinlichkeit von 33 % gegeben (vgl. S. 195), nicht so die obere Grenze. Höhere Prozentsätze als die erhaltenen wären durchaus zu erwarten gewesen. Im Versuch mit *Narcissus Tazetta* war dies auch der Fall. Hier wuchsen fast 100 % der Pollenschläuche auf die Samenanlagen zu. Die geringere Anziehung bei *Oenothera* kann damit erklärt werden, daß deren Samenanlagen wahrscheinlich andere chemotropisch wirksame Stoffe als die von *Narcissus* haben. Beim Chemotropieversuch werden diese Stoffe der *Oenothera*-Samenanlagen vielleicht schlechter an das umgebende Nährmedium ab-

gegeben oder sie werden teilweise abgebaut. Durch eine Verringerung der Menge des chemotropisch wirksamen Stoffes ist aber eine zahlenmäßige Begrenzung der positiv chemotropisch wachsenden Pollenschläuche möglich. Damit wäre eine obere Grenze der erhaltbaren Prozentsätze gegeben. Bei den Versuchen stellte sich heraus, daß die Prozentsätze der positiv gewachsenen Pollenschläuche 45 % nicht überschreiten. Wir haben daher bei den Chemotropieversuchen nur einen kleinen Spielraum der Prozentsätze zwischen 33 und 45 %, während die Samenansätze zwischen 0 und 100 % variieren. Trotzdem sind die Prozentsätze der Chemotropieversuche auf der kleinen Skala mit den sehr verschiedenen Samenansätzen der entsprechenden Kreuzungen gut vergleichbar. Lediglich die an der oberen Grenze liegenden Versuche mit I- und ha-Samenanlagen zeigen keine Unterschiede, und der Unterschied der an der unteren Grenze der Skala liegenden hl- und hsc-Samenanlagen ist nicht statistisch zu sichern.

Die Frage, ob die von den verschieden konstituierten Samenanlagen ausgeschiedenen Stoffe, auf die ein und dieselbe Pollenschlauchsorte verschieden stark reagiert, die gleichen, aber in verschiedener Konzentration, sind oder ob sie chemisch verschieden sind, kann nicht entschieden werden. Die letztere Möglichkeit ist die wahrscheinlichere. Wie könnten sonst die *l*-Samenanlagen die *v*-Schläuche nicht anlocken, wohl aber anders konstituierte. Auch sonst spricht manches dafür. Jedenfalls wäre es eine lohnende, wenn auch nicht leichte Aufgabe, die sicher von den Samenanlagen ausgeschiedenen chemotropisch wirksamen Stoffe chemisch zu identifizieren.

Im I. Abschnitt der chemotropischen Untersuchungen konnte festgestellt werden, daß das Reaktionsvermögen verschiedener Pollenschlauchsorten (z. B. hsc-, I- und *v*-Schläuche) auf eine bestimmte Sorte von Samenanlagen (z. B. der *B·l*) unterschiedlich ist. Die Versuche des II. Abschnitts ergaben, daß die Samenanlagen (I-, ha-, *v*-, hsc-, hl-, hHook-Samenanlagen) ebenfalls verschieden auf ein und dieselbe Pollenschlauchsorte (ha-Schläuche) einwirken. Demnach setzt sich die Anziehung zwischen Samenanlagen und Pollenschläuchen aus zwei Komponenten zusammen:

1. Dem unterschiedlichen Anziehungsvermögen je nach der genetischen Konstitution der Samenanlagen.
2. Dem ebenfalls unterschiedlichen Reaktionsvermögen verschieden konstituierter Pollenschläuche.

Wir kommen also durch die Chemotropieversuche zu demselben Schluß wie ihn SCHWEMMLE aus seinen Kreuzungsergebnissen zog, wenn er feststellte, „daß die Häufigkeit, mit der in Kreuzungen Kom-

plexheterozygoten entstehen, abhängig ist von der genetischen Konstitution der Eizellen bzw. der Embryosäcke und der der Pollenschläuche“ (SCHWEMMLE-KOEPCHEN 1953, S. 341).

Zusammenfassung

1. a) Pollenschläuche mit verschiedener genetischer Konstitution durchwachsen Griffel der *Oenothera Berteriana* ($B \cdot l$) und *Oenothera odorata* ($v \cdot I$) verschieden schnell. In jedem Fall nimmt die Wachstumsgeschwindigkeit von den v -Schläuchen über die I -, hsc -, l - bis zu den B -Schläuchen ab. In den Griffeln der *Oenothera Berteriana* wachsen sie bis auf die l -Schläuche schneller als in den Griffeln der *Oenothera odorata*. Von den v -Schläuchen werden die Griffel der *Oenothera odorata* mit *argentinea*-Plasma schneller durchwachsen als die der *Oenothera odorata* mit *Berteriana*-Plasma. Am längsten brauchen sie in den Griffeln der ursprünglichen *Oenothera odorata*.

b) Die l_T - und l_t -Schläuche aus der Bestäubung mit Pollen der $l \cdot II_{Tt}$ hemmen sich gegenseitig beim Durchwachsen der Griffel der *Oenothera odorata*.

c) Ebenso ist es bei den hsc -Schläuchen in den Griffeln der *Oenothera Berteriana* nach reichlicher Bestäubung. Wird spärlich bestäubt, so wachsen sie schneller.

d) Die aus den Kreuzungsergebnissen gezogenen Folgerungen konnten damit bestätigt werden.

2. a) Es wurde eine Methode ausgearbeitet, die es gestattet, die chemotropische Anziehung der Pollenschläuche durch die Samenanlagen statistisch gesichert nachzuweisen.

b) Genetisch verschiedene Pollenschläuche werden von den gleichen Samenanlagen verschieden stark angezogen, beispielsweise von den Samenanlagen der $B \cdot l$ am stärksten die hsc -Schläuche, schwächer die I -Schläuche, fast gar nicht die v -Schläuche.

c) Samenanlagen von sechs Homozygoten, die bezüglich der Eizelle (des Embryosacks) verschieden genetisch konstituiert sind, ziehen die ha -Schläuche verschieden stark an.

d) In jedem Fall besteht eine Übereinstimmung der in diesen Versuchen nachgewiesenen Stärke der chemotropischen Anziehung mit dem Samenanlage bei den früher hergestellten Kreuzungen.

Literatur

- CORRENS, C.: Kulturversuche mit Pollen von *Primula acaulis* Lam. Ber. dtsh. bot. Ges. **7**, 265 (1889).
- HIEMENZ, G.: Untersuchungen an *Salpiglossis variabilis* über Gonenkonkurrenz und selektive Befruchtung und ihre Auswirkung auf die Nachkommenschaft. Biol. Zbl. **74**, 337 (1955).
- KAIENBURG, A.: Zur Kenntnis der Pollenplastiden und der Pollenschlauchleitung bei einigen *Oenotheraceen*. Planta **38**, 377 (1950).
- LIDFORSS, B.: Über den Chemotropismus der Pollenschläuche. Ber. dtsh. bot. Ges. **17**, 236 (1899 a).
- LOERTZER, B.: Weitere Untersuchungen zur selektiven Befruchtung II. Diss., Erlangen (1954).
- MOLISCH, H.: Zur Physiologie des Pollens mit besonderer Rücksicht auf die chemotropischen Bewegungen der Pollenschläuche. Sitzgsber. Akad. Wiss., Wien, math.-naturw. Kl. I, 423 (1893).
- RENNER, O.: Versuche über die gametische Konstitution der Oenotheren. Z. Vererbungslehre **18**, 121 (1917).
- SIMON, R.: Die Kreuzungen der *Oe. Hookeri* mit verschiedenen Arten der Raimandia-Gruppe. Diss., Erlangen (1952).
- SCHWEMMLE, J.: Gibt es eine selektive Befruchtung? Biol. Zbl. **68**, 195 (1949).
- SCHWEMMLE, J.: Gibt es eine selektive Befruchtung? II. Biol. Zbl. **70**, 193 (1951).
- SCHWEMMLE, J.: Gibt es eine selektive Befruchtung? III. Biol. Zbl. **71**, 152 (1952a).
- SCHWEMMLE, J.: Selektive Befruchtung als Erklärung unerwarteter Kreuzungsergebnisse. Biol. Zbl. **71**, 353 (1952 b).
- SCHWEMMLE, J.: Der Einfluß des Plasmas auf die Affinität zwischen Samenanlagen und Pollenschläuchen. Biol. Zbl. **71**, 487 (1952 c).
- SCHWEMMLE, J.: Selektive Befruchtung bei der *Oenothera Berteriana*. Biol. Zbl. **72**, 405 (1953 a).
- SCHWEMMLE, J.: Selektive Befruchtung bei der *Oenothera odorata*. Biol. Zbl. **72**, 405 (1953 b).
- SCHWEMMLE, J. und KOEPCHEN, W.: Weitere Untersuchungen zur selektiven Befruchtung. Z. Vererbungslehre **85**, 307 (1953).
- SCHWEMMLE, J. und Mitarbeiter: Genetische und zytologische Untersuchungen an Eu-Oenotheren. Z. Vererbungslehre **75**, 358 (1938).
- TSUNG-HSUN TSAO: A study of chemotropismus of pollen tubes in vitro. Plant. Physiol. **24**, 494 (1949).

Lebenslauf

Am 30. März 1928 wurde ich als Tochter des Bücherrevisors THEODOR SCHNEIDER und dessen Ehefrau EMMA, geb. RALL, in Nürnberg geboren. In die Volksschule trat ich im Jahre 1934 ein und besuchte ab 1939 die Oberschule für Mädchen. Das Abitur legte ich 1948 an der Oberrealschule für Mädchen in Nürnberg ab. Mein Hochschulstudium an der Universität Erlangen begann ich im Sommersemester 1949. Vorlesungen über Botanik und Genetik hörte ich bei Professor Dr. J. SCHWEMMLE; unter seiner Leitung fertigte ich meine Dissertation an. Ferner hörte ich Zoologie bei Professor Dr. H. J. STAMMER, Geologie bei Professor B. v. FREYBERG und Chemie bei den Professoren Dr. R. PUMMERER, Dr. A. MEUWSEN und Dr. G. HESSE. Vom 1. 12. 1953 bis 31. 12. 1954 war ich am Botanischen Institut der Universität Erlangen bei Herrn Professor Dr. J. SCHWEMMLE assistierend tätig.

GERTRUD SCHNEIDER

